

НИМФАЛЬНАЯ ДИАПАУЗА У КЛЕЩА
IXODES RICINUS L. (IXODIDAE).

III. ФОТОПЕРИОДИЧЕСКАЯ РЕАКЦИЯ ГОЛОДНЫХ НИМФ

В. Н. Белозеров

Лаборатория энтомологии Биологического научно-исследовательского института
Ленинградского университета

Исследование поведения и развития нимф *Ixodes ricinus*, содержавшихся до питания в широкой гамме фотопериодов при 18 и 25°, показало, что порог фотопериодической реакции как при регуляции поведения голодных нимф, так и при регуляции развития сытых нимф лежит в области 16—18 час. света в сутки, хотя в первом случае реакция имеет длиннодневный характер, а во втором — короткодневный. Повышение температуры в обоих случаях вызывает снижение порога реакции. Предложена модель фотопериодической регуляции развития и диапаузы нимф *I. ricinus*, объясняющая механизм инверсии их реакции на длину дня.

В регуляции сезонного развития иксодовых клещей решающее значение принадлежит фотопериодическим условиям (Белозеров, 1968). У клеща *Ixodes ricinus* L. длина дня определяет как агрессивность голодных нимф, так и характер развития насосавшихся нимф. Однако зависимость этих явлений от длины дня неодинакова. Если агрессивность определяется в соответствии с нормами длиннодневной фотопериодической реакции (Белозеров, 1966, 1967), то характер метаморфоза регулируется короткодневной реакцией до питания и длиннодневной реакцией после насыщения (Белозеров, 1966, 1967; Babenko, 1967). Своеобразная зависимость метаморфоза нимф *I. ricinus* от длины дня характеризуется, таким образом, инверсией фотопериодической реакции.

Опыты по выяснению механизмов агрессивности и развития нимф *I. ricinus*, о которых шла речь, были проведены, однако, лишь при двух контрастных световых режимах — типично длиннодневном и короткодневном, и не могли поэтому дать полного представления о реакции голодных нимф на длину дня.

В настоящем сообщении приведены более полные сведения о влиянии фотопериодических и температурных условий содержания голодных нимф *I. ricinus* на их агрессивность и характер развития после насыщения. Полученные данные не только уточняют наши сведения об особенностях регуляции диапаузы у нимф данного вида иксодовых клещей, но способствуют и расшифровке природы феномена инверсии реакции на длину дня.

МЕТОДИКА

Голодные нимфы *I. ricinus* ленинградской популяции содержались при 18 и 25° в девяти различных фотопериодических режимах (0, 6, 12, 14, 16, 17, 18, 20 и 24 час. света в сутки). Для опытов использовали нимф в возрасте 2—2.5 и 4—4.5 мес. Учет агрессивности голодных и развития насосавшихся нимф проводили по методике, использовавшейся в предыдущих работах (Белозеров, 1966, 1967). Для характеристики агрессивности клещей использовали процент нимф, присосавшихся к хозяину

(белая мышь), не от числа посаженных в банку с мышью, а от возврата, т. е. от суммы голодных и насосавшихся нимф, собранных в течение опыта. Возврат колебался от 71 до 87%. Банки с мышами во время кормления клещей содержались в одинаковых условиях при 18° и круглосуточном освещении. Для выяснения характера развития (с диапаузой или без диапаузы) насосавшихся нимф помещали в условия длинного дня (20 час. света) при 18°. Такое изменение схемы опыта (по сравнению с ранее про-

водившимися, в которых сытых нимф помещали в оба альтернативных режима — длиннодневный и короткодневный) связано с тем, что состояние клещей, детерминированное до питания, наиболее полно выявляется в условиях длинного дня, тогда как в коротком дне у них почти инвариантно возникает диапауза. Учет состояния сытых нимф (переход к линьке и вылупление имаго) производился не реже одного раза в неделю, начиная с месячного срока после насыщения. Для характеристики развития нимф использовали 2 показателя: процент диапаузы (т. е. процент нимф, не перелинявших на имаго в течение 90 дней при 18°) и среднюю продолжительность метаморфоза (т. е. продолжительность периода с момента насыщения нимф до вылупления 50% имаго). Все опыты проведены в двух повторностях. Всего в опытах использовано 3960 голодных (для учета агрессивности) и 1176 сытых нимф (для учета развития).

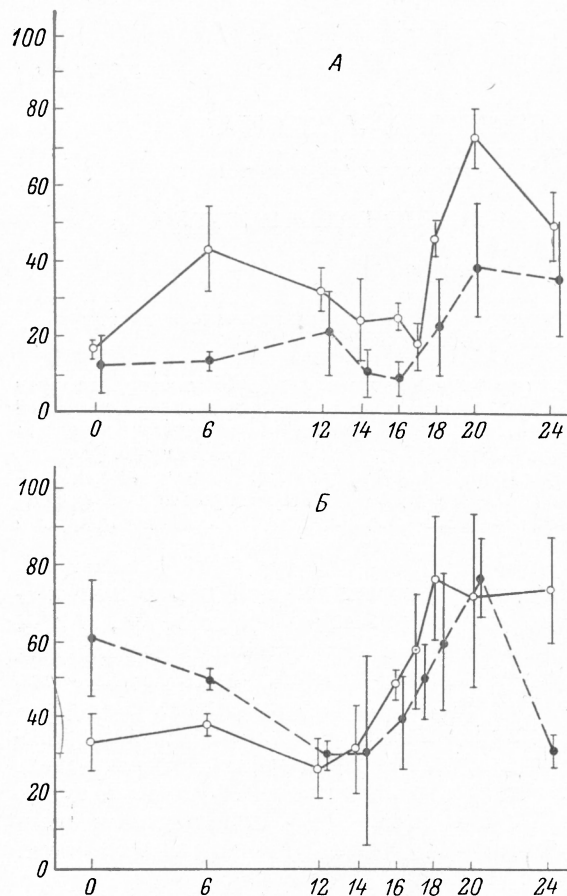


Рис. 1. Зависимость агрессивности нимф *I. ricinus* от фотопериодических условий их содержания до контакта с хозяином.

А — нимфы в возрасте 2—2,5 мес.; Б — нимфы в возрасте 4—4,5 мес. Сплошные линии — нимфы из 25°, прерывистые — нимфы из 18°. Вертикальными линиями показаны пределы отклонений. По оси абсцисс — фотопериодические условия содержания голодных нимф (длина дня в час. света); по оси ординат — процент присосавшихся нимф.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

1. Агрессивность нимф *I. ricinus* и факторы, ее регулирующие. Агрессивность нимф, как показали результаты

проведенных исследований (рис. 1), зависит и от условий их содержания до контакта с хозяином и от возраста самих клещей.

В возрасте 2—2,5 мес. нимфы, содержавшиеся при 18°, обладали довольно низкой агрессивностью и только незначительная часть их присасывалась к хозяину (рис. 1, А). Несмотря на это, число клещей, обладавших положительной реакцией на хозяина, после содержания в условиях длинного дня (18—24 час. света) было больше, чем после содержания в условиях короткого дня (0—16 час. света). Благодаря этому отыскивали хозяина и присасывались к нему 32—38% нимф из длинного дня и всего 8—21% из короткого дня. У нимф того же возраста, но содержавшихся при 25° и обнаруживавших более высокую общую активность, зависи-

мость от длины дня была еще заметнее. При естественных фотопериодах положительной реакцией на хозяина обладало 46—72% нимф из длинного дня и всего 17—32% нимф из короткого дня.

Четкая реакция длиннодневного типа наблюдалась и у нимф в возрасте 4—4.5 мес. (рис. 1, Б), причем характер реакции в области естественных фотопериодов был очень сходен при обеих использованных температурах.

При 12—14 час. света нимфы обладали минимальной агрессивностью (присасывалось 26—31% клещей), с увеличением длины

дня агрессивность увеличивалась, достигала максимума при 18—20 час. света, но при круглосуточном освещении снова снижалась. После пребывания в оптимальных для стимуляции агрессивности условиях (20 час. света при 18° и 18—24 час. света при 25°) присасывалось в среднем 80—86% клещей. Различия в температурах, при которых содержались голодные нимфы, сказывались на пороге фотопериодической реакции (у нимф из 18° он лежит при 17 час., а у нимф из 25° — при 16 час. света), а также на поведении нимф из темноты и круглосуточного освещения, т. е. из аритмических световых режимов (в условиях темноты повышение температуры вызывает снижение агрессивности нимф, а в условиях круглосуточного освещения способствует повышению их агрессивности). Следует отметить, что снижение порога фотопериодической реакции наблюдалось у нимф *I. ricinus* не только при повышении температуры, что характерно для видов с длиннодневной реакцией, но и при увеличении их возраста (у нимф из 25° сдвиг порога на 2 часа, с 18 до 16 час.; происходил при увеличении их возраста на 2 месяца).

Таким образом, регуляция агрессивности голодных нимф *I. ricinus* происходит в соответствии с нормами длиннодневной фотопериодической реакции. Характерная для этого типа реакции зависимость от температуры дополняется здесь и зависимостью от возраста клещей.

2. Метаморфоз насосавшихся нимф *I. ricinus* и его зависимость от условий содержания их до питания. Регуляция морфогенетических процессов, начинающаяся у нимф *I. ricinus* на стадии свободного существования, определяется лишь условиями их содержания до питания и практически не зависит от их возраста (рис. 2).

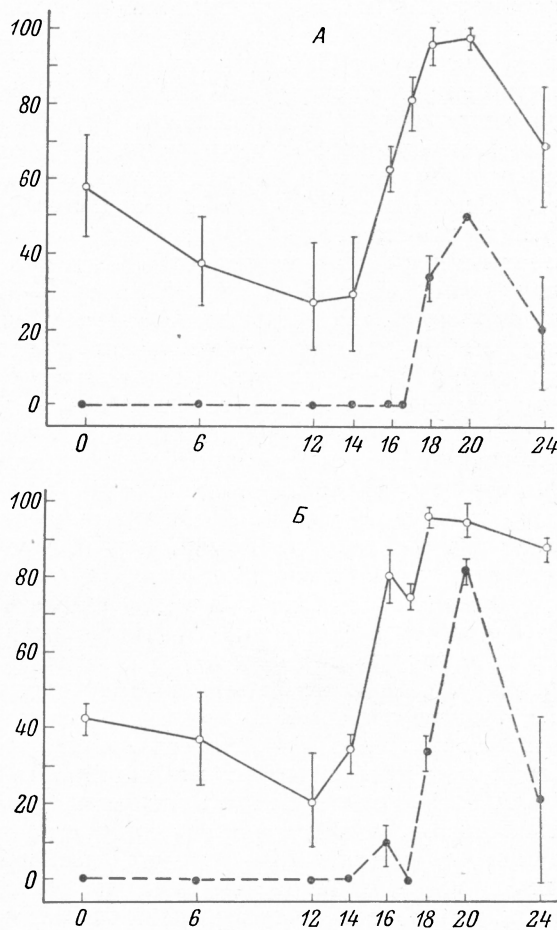


Рис. 2. Зависимость возникновения диапаузы насосавшихся нимф *I. ricinus* от фотопериодических условий их содержания до питания.

По оси ординат — процент диапаузирующих сытых нимф. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

Сытые нимфы, содержащиеся до питания при 18° в условиях короткого дня (6—17 час. света) или полной темноте и помещенные после насыщения в условия длинного дня (20 час. света) при 18°, все развиваются без диапаузы. Линька таких нимф на имаго завершается в течение 65—88 дней, а вылупление 50% имаго происходит через 57—77 дней после отпадения насосавшихся нимф. Темнота при детерминации метаморфоза здесь равноценна короткому дню. В случае же нимф, содержащихся до питания при 18° в условиях длинного дня (18—24 час. света), часть особей после насыщения не приступает к метаморфозу в течение длительного времени, обнаруживая возникновение прочной диапаузы. Максимальный эффект (50% диапаузы у нимф в возрасте 2—2.5 мес. и 83% диапаузы у нимф в возрасте 4—4.5 мес.) наблюдался у клещей, содержащихся до питания при 20 час. света.

У сытых нимф, которые до питания содержались при 25°, тенденция к возникновению диапаузы после насыщения была значительно выше, чем у нимф из 18°, и особи с задержкой развития встречались во всех фотопериодах. Однако среди нимф из длинного дня (16—24 час. света) процент диапаузирующих особей был в 2—3 раза выше, чем среди нимф из короткого дня (6—14 час. света): 63—97% в первом случае и 20—38% во втором случае. Нимфы из темноты здесь также были очень близки нимфам из типично короткодневных режимов. Следует отметить, что у нимф из 25° продолжительность метаморфоза (при отсутствии диапаузы) составляла 68—90 дней, т. е. на 10—13 дней больше, чем у нимф из 18°.

Таким образом, детерминация развития сытых нимф, происходящая до питания, осуществляется в соответствии с нормами короткодневной фотопериодической реакции. Повышение температуры, при которой содержались голодные нимфы, вызывает увеличение тенденции к диапаузе и, кроме того, снижение порога реакции (на 2 часа при повышении температуры на 7°).

Естественно, что некоторая условность принятого критерия диапаузы (за которую принималась задержка развития на срок свыше 90 дней) придает полученной фотопериодической кривой, несмотря на ее четкость (рис. 2), известный формальный характер, маскирующий ряд особенностей фотопериодической регуляции метаморфоза у нимф *I. ricinus*. К ним относятся, в частности, степень прочности диапаузы. В проведенных опытах среди нимф, которых мы условно принимали за диапаузирующих, были особи как с непродолжительной задержкой развития, линявшие вскоре после принятого срока, так и с прочной диапаузой, сохранявшейся в течение длительного времени, несмотря на длиннодневные условия их содержания. Можно сказать, что диапауза, индуцированная длинным днем, отличается повышенной прочностью, тогда как диапауза, индуцированная повышенными температурами на фоне короткого дня, как правило, непродолжительна. В основе прочной диапаузы лежит, по-видимому, не просто задержка в стимуляции морфогенетических процессов, но и сопряженная с ней смена норм реакции на внешние факторы (в частности потеря способности к световой реактивации). Аналогичные явления, свидетельствующие о сложности регуляторных механизмов индукции и поддержания диапаузного состояния, были обнаружены и у личинок *I. ricinus* (Белозеров, 1968). Эти вопросы, естественно, требуют специальных исследований.

ОБСУЖДЕНИЕ

Описанные опыты, проведенные в широкой гамме фотопериодов при двух температурах, показали, что регуляция агрессивности нимф *I. ricinus* осуществляется на основе длиннодневной фотопериодической реакции, а регуляция метаморфоза сытых нимф до питания — на основе короткодневной реакции, причем в обоих случаях порог реакции лежит при 16—18 час. света. В регуляции диапаузы большое значение принадлежит температурным условиям содержания голодных нимф (этого не уда-

лось обнаружить ранее, см. Белозеров, 1967). Повышение температуры вызывает снижение порога фотопериодической реакции и увеличение тенденции к диапаузе, что подтверждает короткодневный характер реакции. Зона фотопериодической шкалы, эффективная для стимуляции поведенческой активности, с одной стороны, и для индукции морфогенетической диапаузы, с другой — довольно узка и лежит в области 16—24 (а при 18° даже 18—24) час. света. Темнота по своему эффекту в обоих случаях близка короткодневным режимам.

Между обеими формами адаптаций обнаружены существенные различия, касающиеся типа фотопериодической зависимости и круга факторов, участвующих в их регуляции (внешние условия сказываются как на агрессивности, так и на метаморфозе, тогда как возраст клещей на задержку развития почти не влияет), а также сдвига порога под влия-

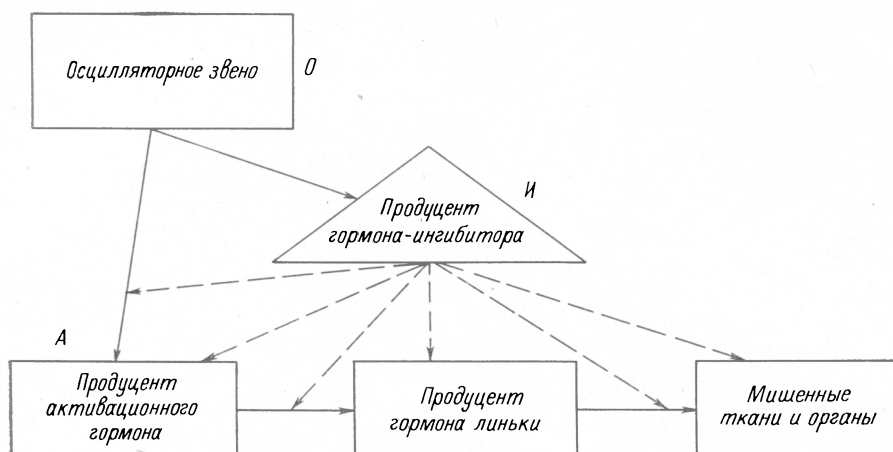


Рис. 3. Гипотетическая схема нейрогуморального механизма регуляции диапаузы у нимфы *I. ricinus*.

Объяснение в тексте.

нием температуры (в случае регуляции морфогенеза он более заметен, чем при регуляции поведенческих реакций). Имеются и другие, не столь существенные различия, которые также говорят об автономности регуляции этих форм биологического покоя. Все это свидетельствует в пользу трактовки этих сезонных адаптаций как различных форм диапаузы — морфогенетической и поведенческой (Белозеров, 1968).

В процессах регуляции морфогенетической диапаузы у нимф наибольший интерес представляет инверсия фотопериодической реакции. Аналогичное явление отмечено пока лишь у трех видов насекомых — саранчи *Nomadacris septemfasciata* (Norris, 1965), совки *Heliothis zea* (Wellso a. Adkisson, 1966) и жука *Chilocorus bipustulatus* (Заславский, 1970). Несомненно, что этот своеобразный тип регуляции основывается на общем для всех членистоногих механизме фотопериодической реакции.

Учитывая данные по эндокринологии насекомых (Lees, 1955; Novak, 1960; Wigglesworth, 1964, и др.) и концепцию о двухосцилляторной природе ведущего звена в физиологическом механизме фотопериодической регуляции диапаузы (Pittendrigh a. Minis, 1964; Beck, 1964; Тыщенко, 1966; Горышин и Тыщенко, 1968; Danilevsky, Goryshin a. Tyshtchenko, 1970), можно предложить следующую гипотезу о природе инверсии фотопериодической реакции. Предлагаемая модель объясняет особенности индукции и поддержания диапаузы не только у нимфы *I. ricinus*, но и у других организмов с инверсией реакции.

Согласно этой модели (рис. 3) аппарат регуляции развития включает ведущее осцилляторное звено (O) и два ведомых звена, одно из которых (A) продуцирует активационный фактор, обеспечивающий запуск всей по-

следующей гормональной цепи (у насекомых это звено представлено нейросекреторными клетками мозга), а другое (*И*) — фактор-ингибитор (у насекомых ему соответствуют нейросекреторные клетки подглоточного ганглия). Активное состояние звеньев *А* и *И* однозначно определяется совмещением осцилляторов, а недейательное состояние — расхождением осцилляторов. Способность звеньев *А* и *И* реагировать на команды, исходящие из ведущего звена *О*, приурочена, по-видимому, к определенным онтогенетическим стадиям. У нимф *I. ricinus* продуцирование активационного фактора звеном *А* возможно лишь во время или после насыщения, а образование ингибирующего фактора звеном *И* — у голодных особей.

У нимф, находившихся до питания в условиях короткого дня, детерминируется поэтому недейательное состояние звена *И*. При попадании таких нимф после насыщения в условия длинного дня их осцилляторы настраиваются на длиннодневный ритм и беспрепятственно стимулируют звено *А*, продукт секреции которого (активационный фактор) вызывает запуск процессов морфогенеза. При попадании же насосавшихся нимф в условия короткого дня звено *А* сохраняет недейательное состояние из-за отсутствия команд со стороны звена *О*, в результате чего возникает диапауза. Однако диапауза у нимф *I. ricinus* может возникнуть и в том случае, если до питания они содержались в условиях длинного дня: усвоение длиннодневного ритма осцилляторами обеспечивает здесь стимуляцию звена *И*, а продуцируемый им ингибитор блокирует нейроэндокринную цепь, связывающую звено *О* через звено *А* с конечными мишенными органами. Блок может возникать на различных участках этой цепи (рис. 3), но наиболее вероятно инактивация звена *А* или создание блока между звеньями *О* и *А*. Закреплению задержки метаморфоза, вызванной в результате возникновения такого блока еще до питания, будет способствовать попадание сытых нимф в условия короткого дня и усвоение их осцилляторами короткодневного ритма.

Предполагаемый механизм инверсии фотопериодической реакции обуславливает, таким образом, возможность двоякого происхождения диапаузы у сытых нимф *I. ricinus*. Во-первых, возможна экзогенная индукция диапаузы, непосредственной причиной которой является фазовое несовпадение осцилляторов у сытых нимф, попадающих в условия короткого дня, и во-вторых, возможна эндогенная индукция диапаузы, причиной которой является возникающий еще до питания блок нейроэндокринной системы под влиянием специфического фактора (гормона диапаузы), продуцируемого у голодных нимф в условиях длинного дня.

Можно думать, что участие двух компонентов в механизме фотопериодической регуляции свойственно всем членистоногим, хотя у разных видов функциональное значение антагонистических звеньев неодинаково. В короткодневных вариантах основное значение принадлежит, по-видимому, ингибирующему компоненту, тогда как в длиннодневных вариантах — активационному компоненту. Ограничение или расширение роли одного из компонентов предложенной модели обеспечивает неограниченное разнообразие модификаций фотопериодической регуляции онтогенеза при наличии ведущего положения системы из двух фотопериодических осцилляторов. Дальнейшие экологические и физиологические исследования насекомых и клещей дадут материал для проверки предложенной модели. Особый интерес в этом отношении представляют виды, обладающие инверсией фотопериодической реакции.

Л и т е р а т у р а

- Б е л о з е р о в В. Н. 1966. Нимфальная диапауза у клеща *Ixodes ricinus*. 1. Зависимость поведения голодных и развития сытых нимф от фотопериодических условий. Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 35 (6) : 723—729.
- Б е л о з е р о в В. Н. 1967. Нимфальная диапауза у клеща *Ixodes ricinus*. 2. Разные формы диапаузы нимф и особенности их регуляции у клещей ленинградской популяции. Паразитол., 1 (4) : 279—287.

- Белозеров В. Н. 1968. Фотопериодическая регуляция сезонного развития иксодовых клещей. В сб.: Фотопериодические адаптации у насекомых и клещей. Изд. ЛГУ : 100—128.
- Горышин Н. И. и Тыщенко В. П. 1968. Физиологические механизмы фотопериодической реакции и проблема эндогенных ритмов. В сб.: Фотопериодические адаптации у насекомых и клещей. Изд. ЛГУ : 192—269.
- Заславский В. А. 1970. Географические расы *Chilocorus bipustulatus*. 1. Два типа фотопериодической реакции, контролирующей имагинальную диапаузу у северной расы. Зоол. журн., 49.
- Тыщенко В. П. 1966. Двухосцилляторная модель физиологического механизма фотопериодической реакции насекомых. Журн. общей биол., 27 (2) : 209—222.
- Вабенко Л. В. 1967. Diapause in nymphs of *Ixodes ricinus*. Wiad. Parasitol., 13 (4—5) : 517—524.
- Beck S. D. 1964. Time-measurement in insect photoperiodism. American Naturalist, 98 (902) : 329—346.
- Danilevskii A. S., Goryshin N. I. and Tyshchenko V. P. 1970. Biological rhythms in terrestrial arthropods. Annual Review of Entomology, 15 : 201—244.
- Lees A. D. 1955. The physiology of diapause in Arthropods. Cambridge University Press : 1—151.
- Norris M. J. 1965. The influence of constant and changing photoperiods on imaginal diapause in the Red Locust (*Nomadacris septemfasciata*). Journ. of Insect Physiol., 11 (8) : 1105—1119.
- Novak V. J. A. 1960. Insektenhormone. Verlag der Tschechoslowak. Akad. der Wissenschaft, Praha: 1—366.
- Pittendrigh C. S. and Minis M. 1964. The entrainment of circadian oscillations by light and their role as photoperiodic clocks. American Naturalist, 98 (902) : 267—293.
- Wellso S. G. and Adkisson P. L. 1966. A long-day short-day effect in the photoperiodic control of the pupal diapause of the bollworm, *Heliothis zea*. Journ. of Insect Physiol., 12 (11) : 1455—1465.
- Wigglesworth V. B. 1964. The hormonal regulation of growth and reproduction in Insects. Advances in Insect Physiol., 2 : 248—336.

NYMPHAL DIAPAUSE IN THE TICK *IXODES RICINUS* L. (IXODIDAE).

III. PHOTOPERIODIC REACTION IN UNFED NYMPHS

V. N. Belozarov

SUMMARY

Behaviour and development of *Ixodes ricinus* nymphs kept before feeding under different photoperiods (0, 6, 12, 14, 16, 17, 18, 20 and 24 hrs. of light p. d.) at 18 and 25° were investigated. Behavioural patterns were shown to be regulated by a long-day photoperiodic reaction, while the development of engorged nymphs is determined by a short-day reaction before feeding. The threshold is from 16 to 18 hrs of light p. d. in both cases. The increase in temperature results in decreasing of the threshold. The model is proposed which explains the mechanism of inversion in photoperiodic reaction of nymphs.